ПАРАЗИТОЛОГИЯ, VIII, 5, 1974

УДК 576.895.771

О РОЕНИИ И СПАРИВАНИИ У КРОВОСОСУЩИХ МОКРЕЦОВ (DIPTERA, CERATOPOGONIDAE)

В. М. Глухова и В. В. Дубровская

Зоологический институт АН СССР, Ленинград
и Донецкий медицинский институт, Донецк

Установлено роение у 14 видов *Culicoides* в лесной, лесостепной и степной зонах и копуляция на добыче без роения у 3 видов *Culicoides*. На основании данных других авторов и собственных наблюдений выделены стеногамные и эвригамные виды. Рассмотрен процесс встречи полов у мокрецов в эволюционном аспекте.

Проблема встречи полов и спаривание — один из важнейших моментов биологии кровососущих двукрылых вообще и мокрецов в частности, представляет большой теоретический интерес; но, кроме того, она очень важна и для практики. Исследование мокрецов как переносчиков заболеваний человека и сельскохозяйственных животных, а также разработка биологических мер борьбы приводит к необходимости их культивирования в лабораторных условиях. Одним из моментов, тормозящих лабораторное разведение мокрецов, является трудность, а часто и невозможность заставить мокрецов копулировать в неволе. С этой точки зрения очень важно как можно полнее выявить стеногамные виды, так как они представляют более удобный объект для лабораторного разведения по сравнению с эвригамными видами.

Изучение роения и копуляции у кровососущих мокрецов развивается по двум основным направлениям. В плане морфолого-физиологическом наиболее интересными являются классическая работа Померанцева (1932), не утратившая своей ценности и сейчас, и недавно вышедшая великолепная работа Линли и Адамса (Linley a. Adams, 1972), посвященная детальному изучению в лабораторных условиях интимных сторон процесса копуляции у *Culicoides melleus*.

Другое направление — экологическое. Первые краткие сведения по роению самцов мокрецов встречаются у Гётгебура (Goetghebuer, 1919, 1920), более подробные у Паркера (Parker, 1949).

Наиболее полные и обстоятельные исследования представлены циклом работ Даунса (Downes, 1950, 1955, 1958, 1960, 1962, 1965, 1969), в которых автор рассматривает вопросы роения и копуляции не только у кровососущих и некровососущих мокрецов, но и других *Nematocera*. Даунс убедительно показал, что роение является одним из элементов полового процесса.

В Советском Союзе роение мокрецов изучали Померанцев (1932), Молев (1955), Кривошеина (1956), Мирзаева (1963), Джафаров (1964), Конурбаев (1965), Худавердиев (1967), Шевченко (1971). В результате установлено роение самцов и копуляция при роении у 5 видов *Leptoconops*: *L. montanus*, *L. bidentatus*, *L. borealis*, *L. pavlovskyi*, *L. mediterraneus* и 17 видов *Culicoides*: *C. saevus*, *C. obsoletus*, *C. grisescens*, *C. pulicaris punctatus*, *C. fascipennis*, *C. subfascipennis*, *C. pallidicornis*, *C. pictipennis*, *C. simulator*, *C. ustinovi*, *C. maritimus*, *C. bulbostylus*, *C. vexans*, *C. dzhafarovi*, *C. nubeculosus*, *C. riethi*, *C. puncticollis*.

Как показали наблюдения, роение и копуляция чаще всего присходит вблизи мест выплода, около животных и человека, в основном в вечерние часы в безветренную погоду или при слабом ветре. Как правило, роение происходит над каким-либо ориентиром, которым служит какой-то темный предмет на более светлом фоне или наоборот — светлый на темном. Зрение является основным стимулом, определяющим роение. Размер роя часто зависит от величины ориентира, от численности популяции и погодных условий.

Утверждение Шевченко (1971) о том, что форма роя, высота и время роения являются определенными для видов и могут служить их экологической характеристикой, вряд ли можно считать правильным. Джафаров (1964), наблюдая роение *C. pulicaris*, *C. dzhafarovi* (*C. aff. heliophilus*), отмечает, что высота роя менялась в зависимости от высоты ориентира. Над стоящим человеком мокрецы роились на высоте 2—2.5 м, а после того как человек сел, рой опустился над ним и летал уже на высоте 1—1.2 м над уровнем земли. Аналогичную картину наблюдали и мы в Хомутовском заповеднике. Смешанный рой из самцов *C. simulator*, *C. odibilis* и *C. subfascipennis* вился над головой стоящего человека на высоте около 1м, а когда наблюдатель садился, а затем ложился, рой соответственно опускался.

В Минском районе Белорусской ССР в 1967 г. мы наблюдали многочисленный рой самцов *C. pallidicornis* на лесной опушке. Его форма, высота роения над землей несколько раз менялись даже на протяжении двух часов наблюдений.

Наиболее обстоятельные наблюдения и анализ роения мокрецов приведены в работе Мирзаевой и Глущенко (1972) в различных ландшафтных зонах Сибири. Ими отмечено, что в зоне лесотундры роение происходит без каких-либо видимых ориентиров или над ними и стимулируется массовым лётом самок. Период роения в этих условиях очень ограничен, так как погодные факторы — высокая освещенность днем и низкие температуры воздуха ночью — угнетают активность самцов, но зато рои очень многочисленны вследствие высокой численности мокрецов вообще. Преобладали рои, состоящие из одного вида. Лишь изредка в роях встречалось 3 вида. Роение наблюдалось при погодных условиях, которые были оптимальными и для нападения и массового лёта самок. Изменение освещенности оказывало более сильное угнетающее действие, чем температура воздуха.

В лесной зоне Сибири (в Приобье) роение массовых видов происходило на лесных полянах, опушках, вблизи поселков. В лесной зоне рои всегда были ориентированы каким-либо предметом, отличающимся по цвету от окружающего фона. Роение происходило тоже в часы наиболее активного лёта самок и нападения их на добычу. Роение *C. grisescens* и *C. pulicaris* происходило почти при одних и тех же показателях температуры и освещенности, у *C. okumensis* и *C. obsoletus* наблюдались отличия: *C. okumensis* начинал роиться раньше *C. obsoletus*, т. е. при более высокой температуре и освещенности.

В лесостепной и степной зонах роение мокрецов отмечено около мест выплода, около колков для большинства видов, а для *C. riethi* — на открытых безлесных пространствах, по берегам озер, пойменных водоемов и при ярком солнечном освещении (14—26 тыс. люксов) и температуре 20—23°. Для этой зоны Мирзаева и Глущенко отмечают характерную особенность — смешанные рои, состоящие из 3—4 видов; при этом рои чаще наблюдались при нападении самок на добычу.

Мы наблюдали роение 14 видов мокрецов: *C. obsoletus*, *C. pulicaris*, *C. grisescens*, *C. simulator*, *C. maritimus*, *C. odibilis*, *C. vexans*, *C. fascipennis*, *C. pallidicornis*, *C. subfascipennis*, *C. circumscriptus*, *C. manchuriensis*, *C. machardyi*, *C. puncticollis*. Наши наблюдения, которые проводились в лесной (Псковская и Черниговская области, Белорусская ССР), лесостепной (Харьковская обл.) и степной (Донецкая обл.) зонах, в основном подтвердили наблюдения Мирзаевой и Глущенко (1972). В лесной зоне наблюдались, как правило, рои, состоящие из одного вида, а в лесостепной и степной зонах были нередки смешанные рои. В степной зоне, как и в лесной, роение отмечено только в вечерние часы (19—21 час.), при температуре 19—26°, при полном безветрии или слабом ветре. Но в Приазовье, в с. Мелекино, 21 июля 1971 г. наблюдалось роение *C. machardyi* при сильном ветре порывами; причем происходило оно на небольшой высоте — 15—20 см над землей. Рой состоял из нескольких сотен самцов. В степной зоне, по-видимому, частые сильные ветры могут служить причиной роения на небольшой высоте.

Что касается влияния температуры на роение, то здесь мы наблюдали как с понижением температуры изменялась высота роения. Так, 4 июня 1973 г. в пойме р. Северский Донец имело место роение (несколько тысяч) *C. simulator*, состоящее из нескольких групп, роящихся над отдельными ветками большой ивы. Вначале при температуре 26° роение происходило на высоте около 0.5 м над землей, затем по мере снижения температуры до 19° рой поднимался все выше, и в конце отдельные рои поднялись до 4 м.

Следует отметить, что в смешанных роях, где встречались самки и самцы, попадались напившиеся крови самки и даже со зрелыми яйцами. 7 июня 1973 г. в пос. Райгородок была отловлена часть большого роя — 210 ♂♂ и 25 ♀♀ *C. simulator*; у 5 ♀♀ в брюшке была кровь, хотя животных рядом не было. 2 июня 1973 г. в пойме р. Северский Донец был отловлен рой, состоящий в основном из *C. simulator* (более 200 ♂♂ и 70 ♀♀), 2 ♀♀ *C. reconditus*, 1 ♀ *C. vexans* и 3 ♀♀ *C. pulicaris*. У одной самки *C. reconditus* были почти зрелые яйца. Это свидетельствует о том, что оплодотворение происходит на разных фазах гонотрофического цикла.

Из исследованных видов у 11 наблюдалось роение самцов независимо от присутствия объекта питания (животных или человека) — *C. obsoletus*, *C. grisescens*, *C. fascipennis*, *C. pallidicornis*, *C. simulator*, *C. maritimus*, *C. odibilis*, *C. vexans*, *C. circumscriptus*, *C. manchuriensis*, *C. machardyi*. Роение этих видов происходило, как правило, над различными ориентирами.

У других видов — *C. pulicaris*, *C. subfascipennis*, *C. puncticollis* роение происходило как независимо от присутствия добычи (но в этом случае рои были небольшими), так и при нападении самок на животных. И наконец у некоторых видов — *C. nubeculosus*, *C. puncticollis*, *C. sinanoensis* имела место копуляция без роения.

В Лозовском районе Харьковской обл. 10 июля 1963 г. с коровы при сборе учетным пологом были собраны самки и самцы; причем до начала учета летающих мокрецов не было совершенно, а за 10-минутный учет было собрано более 1000 *C. puncticollis* и *C. nubeculosus*. В Уссурийском районе Приморского края в тайге Супутинского заповедника 19 июня 1973 г. были собраны во множестве копулирующие пары *C. sinanoensis* прямо с опущенного колокола Мончадского, под которым находился человек. Сбор происходил в 20 час. 30 мин. почти при полной темноте (освещенность менее 1 люкса). До начала учета мокрецов в воздухе не было, хотя численность нападения оказалась высокой, за 5 минут более 5 тысяч.

Как уже показал Даунс (Downes, 1969), роение вызвано необходимостью концентрации популяции, что обеспечивает встречу полов. Роение рассматривается им как первоначальная форма. Это явление встречается не только у двукрылых, но и многих других насекомых, в том числе и таких древних, как стрекозы. Копуляция без роения рассматривается им как явление вторичное, как редукция роения. Однако этот вывод представляется нам дискуссионным. Анализ этого явления показывает, что у кровососущих и некровососущих *Nematocera* эволюция процесса встречи полов шла в разных направлениях. У некровососущих форм, особенно где имаго афаги, одним из основных факторов является характер мест выплода. Высокая численность в местах выплода определяла концентрацию взрослых насекомых и в этом случае копуляция без роения, по-видимому, —

исходная форма встречи полов. Примерами могут служить многие виды *Chironomidae*, некровососущие формы мошек (*Cnephia lapponica* — Рубцов, 1956; Усова, 1961) и др. У тех же видов, у которых места выплода диффузны, роение и служит для концентрации популяции.

Для кровососущих форм роение над добычей Даунс рассматривает как модификацию роения, где животное или человек служит ориентиром.

Наши наблюдения над роением кровососущих мокрецов и сопоставление с данными других авторов в различных ландшафтных зонах СССР приводит к выводу, что у кровососущих мокрецов исходная форма встречи полов — роение без добычи. Оно наиболее широко рапространено и имеет место во всех ландшафтных зонах, в том числе и в степной зоне и в лесотундре (Мирзаева и Глущенко, 1972; наши данные). Роение у комаров в северных районах страны отмечают Полякова и Гомоюнова (1973) и Полякова (1974). Следовательно, заключение Даунса о редукции роения в условиях Арктики и степей из-за суровых условий, главным образом сильных ветров, не подтверждается.

Роение над добычей в момент нападения самок явилось шагом вперед. Для кровососов это имело большое значение, так как совмещение процессов питания и спаривания, несомненно, выгодно для вида. Наиболее высокой ступенью специализации можно считать копуляцию на добыче без роения. В этом случае роль зрения, которое определяет поиск при роении, сведена к минимуму. Пример: спаривание *C. sinanoensis* в условиях очень низкой освещенности. Не исключено, что наличие одинаковых сенсилл на усиках самок и самцов *Culicoides*, которые практически не встречаются у других родов (единственное указание — наличие их только на 3-м членике усика у некоторых *Ceratopogon*), обеспечивает им поиск добычи.

Интересно, что и у мокрецов, питающихся гемолимфой насекомых, объект питания тоже может служить для привлечения самцов. У *Atrichopogon oedemerarum* Stora, питающегося на жуках *Meloe*, реакция на запах кантаридина, выделяемого жуками, является у самок средством обнаружения добычи и способствует роению и привлечению самцов (Mayer, 1962). И даже у мокрецов фитофагов — *Atrichopogon pollinivorus* — посещение определенных цветов служит для встречи самцов и самок (Downes, 1958).

Вопрос о роении и копуляции у кровососущих мокрецов представляет и теоретический интерес. Положение кровососущих мокрецов, да и других кровососущих *Nematocera*, в системе паразитических отношений остается неясным. Многие исследователи считают их паразитами, другие осторожно называют кровососами. Наличие лишь трофической связи не позволяет окончательно решить этот вопрос. Изучение процесса спаривания, другой важнейшей стороны биологии этих насекомых, свидетельствует о более тесной связи их с объектом питания. В этом плане особенно важно дальнейшее изучение проблемы встречи полов и спаривания у кровососущих и некровососущих форм, сопоставление их типов питания, роли личиночного и имагинального питания, специфики мест выплода. Все это позволит уточнить статус кровососущих *Nematocera* и их место в системе паразитических отношений.

ВЫВОДЫ

1. Наблюдалось роение у 14 видов *Culicoides*. У 11 видов: *C. obsoletus*, *C. grisescens*, *C. fascipennis*, *C. pallidicornis*, *C. simulator*, *C. maritimus* *C. odibilis*, *C. vexans*, *C. circumscriptus*, *C. manchuriensis*, *C. machardyi* наблюдалось роение самцов независимо от присутствия добычи. Эти виды можно считать эвригамными. У трех видов — *C. pulicaris*, *C. subfascipennis*, *C. puncticollis* роение происходило как в момент нападения самок на животных, так и без него. У трех видов — *C. sinanoensis*, *C. nubeculosus*, *C. puncticollis* имела место копуляция без роения. Это виды стеногамные.

Стеногамные виды являются наиболее подходящими объектами для лабораторного культивирования.

2. Эволюция процесса встречи полов у кровососущих и некровососущих мокрецов шла в разных направениях. У ряда некровососущих форм,

особенно у афагов, копуляция без роения — исходная форма встречи полов. У кровососущих мокрецов, в частности у рода *Culicoides*, роение в отсутствие добычи — исходная форма концентрации популяции, обеспечивающая встречу самок и самцов.

Эволюция процесса встречи полов у *Culicoides* шла в направлении выработки копуляции на добыче, что является наиболее высокой ступенью специализации.

Литература

Джафаров Ш. М. 1964. Кровососущие мокрецы Закавказья. Изд. АН АзССР, Баку : 3—413.

Конурбаев Э. О. 1965. Фауна и экология гнуса Иссык-Кульской котловины Киргизии. Автореф. канд. дисс., Фрунзе : 3—20.

Кривошеина Н. П. 1956. Фауна и биология мокрецов (Heleidae) Окской поймы. Автореф. канд. дисс., МГУ : 3—14.

Мирзаева А. Г. 1963. Кровососущие мокрецы (Heleidae) южной тайги Приобья. Автореф. канд. дисс., ЗИН АН СССР : 3—19.

Мирзаева А. Г. и Глущенко Н. П. 1972. Некоторые особенности роения кровососущих мокрецов в различных ландшафтных зонах Сибири. Зоол. Пробл. Сибири : 142—143.

Молев Е. В. 1955. Экология мокрецов (Culicoides) и их роль как промежуточных хозяев нематоды Onchocerca cervicalis и как переносчиков онхоцеркоза лошадей в условиях Московской и Ивановской областей. Автореф. канд. дисс., ЗИН АН СССР : 3—18.

Полякова П. Е. 1974. О роении кровососущих комаров в районах Севера Сибири и Дальнего Востока. Паразитол., 8 (4) : 22—26.

Полякова П. Е. и Гомоюнова Н. П. 1973. Экологические особенности некоторых видов кровососущих комаров Центральной Чукотки. Паразитол., 7 (4) : 327—330.

Померанцев Б. И. 1932. К морфологии и анатомии гениталий Culicoides (Diptera, Nematocera). Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 3 : 183—214.

Рубцов И. А. 1956. Мошки (сем. Simuliidae). Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Изд. АН СССР, М.—Л., 6 (6) : 3—860.

Усова З. В. 1961. Фауна мошек Карелии и Мурманской области (Diptera, Simuliidae). Изд. АН СССР, М.—Л. : 3—286.

Худавердиев Т. П. 1967. Биоэкология и вредоносность кровососущих мокрецов (Diptera, Heleidae) в условиях Нахичеванской АССР и разработка мероприятий по борьбе с ними. Автореф. канд. дисс. АН Арм ССР, Ереван : 3—26.

Шевченко А. К. 1971. Кровососущие мокрецы (Diptera, Ceratopogonidae, Leptoconopidae) Украины. Автореф. докт. дисс., Киев : 3—56.

Downes J. A. 1950. Habits and life-cycle of Culicoides nubeculosus (Mg.). Nature, Lond., 166 : 510—511.

Downes J. A. 1955. Observations on the swarming fligth and mating of Culicoides. Trans. Roy. Entomol. Soc., London, 106 : 213—236.

Downes J. A. 1958. Assembly and mating in the biting Nematocera. Intern. Congr. Entomol. Proc. 10-th, Montreal, 2 : 425—434.

Downes J. A. 1960. Feeding and mating, and their interrelationship in the insectivorous Ceratopogoninae. Intern. Kongr. Entomol. Verhandl., II, Vienna, I : 618.

Downes J. A. 1962. What is an arctic insect? Canad. Entomologist, 94 : 143—162.

Downes J. A. 1965. Adaptations of incests in the arctic. Rev. Entomol., 10 : 257—274.

Downes J. A. 1969. The swarming and mating flight of Diptera. Ann. Rev. Entomol., 14 : 271—298.

Goetghebuer M. 1919. Metamorphoses et moeurs de Culicoides pulicaris Linne. Ann. Soc. ent. Belg., 59 : 25—30.

Goetghebuer M. 1920. Ceratopogoninae de Belgique. Mem. Mus. Hist. nat. Belg., 8 (3) : 1—116.

Linley J. R. a. Adams G. M. 1972. A study of the mating behavior of Culicoides melleus (Coquillett) (Diptera : Ceratopogonidae). Trans. Roy. ent. Soc., London, 124 (2) : 81—121.

Mayer K. 1962. Untersuchungen mit Cantaridin—Fallen, über die Flugaktivität von Atrichopogon (Meloehelea) oedemerarum Storå, einer an Insecten ektoparasitisch lebenden Ceratopogonidae (Diptera). Z. Parasitenkunde, 21 (4) : 257—272.

ON THE SWARMING FLIGHT AND MATING IN BLOODSUCKING MIDGES

V. M. Glukhova and V. V. Dubrovskaya

SUMMARY

The swarming flight was studied in 14 species of *Culicoides*. In 11 species, *C. obsoletus*, *C. grisescens*, *C. fascipennis*, *C. pallidicornis*, *C. simulator*, *C. maritimus*, *C. odibilis*, *C. vexans*, *C. circumscriptus*, *C. manchuriensis* and *C. machardyi*, the swarming flight of males proceeds irrespective of the presence of the prey. These are eurygamic species. In three species, *C. pulicaris*, *C. subfascipennis* and *C. puncticollis*, the swarming takes place as while the females attack the animals so at the other time. These are stenogamic species.

The evolution of the process of sexes contacts in bloodsucking and non-bloodsucking midges ran in different ways. In some non-floobsuckers, especially non-feeding (aphagous) species, the mating without the swarming is the initial form. In bloodsucking midges (*Culicoides*) the swarming without prey is the initial form and so the evolution proceeded in the direction of developing the mating without swarming, i. e. on the prey.